蛋白组学解析拟南芥响应细菌信号分子 N-3-oxo-hexanoyl-homoserine-lactone (OHHL) 的机制*

牛雪艳[1]，张海军[1]，白学贵[2]，李婉莎[2]，刘晓光[1]，胡向阳[2]**
（1 江苏大学生命科学研究院，江苏 镇江　212013；2 中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明　650201）

摘要：细菌来源的群体感应信号分子能诱导与调控植物的抗病性与生长发育，本文用细菌群体感应信号分子 N-3-oxo-hexanoyl-homoserine-lactone（OHHL）对拟南芥进行不同时间的处理，提取蛋白进行双向电泳分析，用蛋白组学的方法解析拟南芥响应细菌信号分子的机制。双向电泳与质谱分析共鉴定出 47 个点，这些蛋白中随处理时间的增加表达量上调的蛋白点数目增加，并且与植物抗氧化、物质代谢和细胞信号转导密切相关。因此通过蛋白组学分析结果可以更好的解释植物与细菌的相互作用机制，进一步利用其之间的联系来促进植物更好的生长发育。

关键词：蛋白组学；拟南芥；细菌信号分子；OHHL
中图分类号：Q 942　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：2095-0845(2011)04-389-07

Proteomics Reveal the Molecular Mechanism of *Arabidopsis thaliana* on Bacterial Signal N-3-oxo-hexanoyl-homoserine-lactone (OHHL)

NIU Xue-Yan[1], ZHANG Hai-Jun[1], BAI Xue-Gui[2], LI Wan-Sha[2], LIU Xiao-Guang[1], HU Xiang-Yang[2]**
(1 *Institute of Life Sciences*, *Jiangsu University*, Zhenjiang 212013, China; 2 *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China)

Abstract: The populational signals derived from bacteria can induce plant resistance to pathogen or regulate plant development. Here we used 2-D proteomics method to investigate *Arabidopsis thaliana* seedlings responding to OHHL, one of bacterial popular signals. After 2-D proteomics and assay, we obtained 47 differential protein spots, most of their expression show increase with the extension of treatment time; these proteins are also involved in plant antioxidant activity, material metabolism and signal transaction. Therefore, we believe our results will show more insight into understanding the interactions mechanism of plant and microbe, and further well regulate plant themselves growth and development.

Key words: Proteomics; *Arabidopsis thaliana*; Bacterial signal; OHHL

拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）具有植株小、生育期短、繁殖系数高等生物学特性，使其成为植物研究的模式物种（安贤惠，1998）。植物与细菌的联系比较密切，如植物与细菌的共生，近年对植物与细菌的互作越来越受到关注。细菌不是单独个体，它们之间通过称为细菌群体感应（Quorum sensing，QS）（Reading 和 Sperandio，2006）的系统进行通讯和互作，而互作则是通过产生某

* 基金项目：国家自然科学基金面上项目（30871704，30670030，30971452）、中国科学院百人计划项目
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：Huxiangyang@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2010-12-13，2011-03-01 接受发表
作者简介：牛雪艳（1986-）女，在读研究生，研究方向：植物信号传导。

种信号分子来识别，这种信号分子统称为N-乙酰基高丝氨酸内酯（N-acylhomoserine lactones，AHLs）（Engebrecht等，1983）。一般不同的细菌产生的信号分子是不同的，并且不同的AHL所带的脂肪酸侧链长度不同所发挥的生理学效应是不同的（Ortiz-Castro等，2008），N-3-oxo-hexanoyl-homoserine-lactone（OHHL）则是其中的一种（Coskun-Ari和Bosgelmez-Tinaz，2008）。

植物也可以感知细菌QS信号分子AHLs，并作出相应的反应。细菌QS信号分子AHLs与植物的相互作用如对植物的促生作用、根际定殖、缓解非生物胁迫方面已有一些研究（Liu等，2007；Gao等，2007；Liu等，2010）。Mathesius等（2003）利用蛋白质组学方法研究发现，用100 nmol・L^{-1}浓度的AHL处理苜蓿（*Medicago truncatula*）根后，有150多种蛋白质的积累发生了显著变化，预示着这些蛋白质的相应功能可能受到了细菌QS信号分子的调节。用100 nmol・L^{-1}浓度的AHL处理拟南芥，可以促进其萌发和生长，并能使其不定根的数目增加（Li，2009）。但是，拟南芥响应QS信号分子的机制了解甚少，本实验进行初步研究。

目前蛋白组学研究是后基因时代的重要研究领域（Alison，1999），其核心技术双向电泳作为一种快速、简单、高效分离多个蛋白点的方法，近年来得到广泛应用（Gorg等，2000）。该技术已被成功用于植物对非生物胁迫应答的研究，为寻找更有效的新的抗逆基因或蛋白开辟了新的方向（李雪梅等，2009）。为了研究QS系统及信号分子AHLs在参与与寄主植物有益互作中的信号机制，本实验用100 nmol・L^{-1}的信号分子OHHL处理拟南芥，对不同时间点处理的拟南芥分别取样，跑双向电泳，进行蛋白比较分析，通过蛋白质组学方法解析拟南芥对细菌QS信号分子的应答，以及调节拟南芥生长发育的机制，为利用细菌QS信号分子作为新型植物生长调节剂改善作物产量和品质奠定基础。

1 材料和方法

1.1 实验材料和仪器

材料：哥伦比亚野生型拟南芥（*Arabidopsis thaliana* Columbia）。

主要试剂：信号分子OHHL购自Sigma-Aldrich公司；Tris、NP-40、尿素、硫脲、CHAPS、载体两性电解质、PH4-7、十二烷基磺酸钠（SDS）、丙烯酰胺、甲叉双丙烯酰胺、过硫酸氨、四甲基二乙胺（TEMED）、考马斯亮蓝CBB-R250均购自Bio Basic Inc（BBI）；二硫苏糖醇（DTT）、胰酶溶液（10 ng・μl^{-1}）购自Promega Corperation；IPG胶条和碘乙酰胺购自Bio-Rad公司；三氯乙酸（TCA）、丙酮、甘油、磷酸、甲醇、乙醇等试剂为国产分析纯；低分子量蛋白质marker购自Fermentars公司。

仪器：PH3-10线性IPG胶条，聚焦盘，水化盘，PROTEAN IEF Cell一维等电聚焦仪，Mini-PROTEAN 3 Electrophoresis Cell垂直电泳仪（美国Bio-Rad公司），Beckman离心机等。

1.2 方法

1.2.1 拟南芥培养 提前3天将拟南芥种子进行低温春化，准备好MS培养基。将春化好的种子表面消毒，无菌培养于MS培养基，温度为25℃（白）/16℃（晚）于组培室培养。

1.2.2 拟南芥样品处理 将培养10 d的拟南芥用100 nmol・L^{-1} OHHL处理，对照组用配制OHHL用的乙醇浓度处理，处理时间为1、3、5 d，分别取样。

1.2.3 拟南芥蛋白质提取 参照谷瑞升等（1999）方法进行部分修改，准确称量样品粉末0.8 g至研钵中，加入PVPP 0.02 g和蛋白质提取缓冲液（50 mmol Tris-HCL pH 7.5，20 mmol・L^{-1} KCL，13 mmol・L^{-1} DTT）2.0 mL，研磨成浆后加入200 μL NP-40、30 μL 0.1 mol・L^{-1}的PMSF，将样品研磨均匀，于16 500 r・min^{-1} 4℃离心30 min，取上清，加入5倍体积的预冷10% TCA/丙酮，混匀后置-20℃沉降2 h，16 500 r・min^{-1} 4℃ 离心30 min，沉淀用80%含有0.07% DTT的冷丙酮洗2次，16 500 r・min^{-1} 4℃离心30 min，抽干沉淀，置-20℃保存或加入样品裂解液（7 mol・L^{-1} Urea，2 mol・L^{-1} thiourea，0.4% CHAPS，60 mmol・L^{-1} DTT，0.5%两性电解质pH 4~7，0.4% PMSF），振荡器振荡2 min，16 500 r・min^{-1} 4℃离心30 min，取上清即为待测蛋白质上样液。

1.2.4 蛋白质含量测定 采用Bradford（1976）方法以样品裂解液为空白，1.0 mg・mL^{-1}的牛血清白蛋白（BAS）标准蛋白为标准，参照O' Farrell（1975）的方法操作，紫外可见分光光度计测定OD595值，用于计算获得的蛋白质样品的含量。

1.2.5 双向电泳 第一向等电聚焦电泳，取蛋白加入水化液（7 mol尿素，2 mol硫脲，4% CHAPS，65 mmol DTT，0.2%两性电解质pH 4~7），混匀后被动水化14 h，使胶条充分吸胀，进行第一向等电聚焦电泳。设定等电聚焦程序：（1）200 V，慢速，1 h；（2）500 V，慢速，1 h；（3）1 000 V，线性，1 h；（4）8 000 V，线性，2 h；（5）8 000 V，快速，60 000 Vh；（6）500 V，快速，

12 h。聚焦结束后，依次在平衡缓冲液Ⅰ［6 mol・L^{-1} Urea、2% SDS、0.375 mol・L^{-1} Tris-HCL pH 8.8、20% Glycerol、2% DTT］，平衡缓冲液Ⅱ［6 mol・L^{-1} Urea、2% SDS、0.375 mol・L^{-1} Tris-HCL pH 8.8、20% Glycerol、2.5% Iodoacetamide］中缓慢平摇 15 min。

第二向 SDS-PAGE 电泳，采用 12.5% 的分离胶（凝胶厚度 1 mm），参数设置：2 W/gel，1 h；12～15 W/gel，6 h。进行电泳，直至溴芬兰跑到凝胶底部。用 12% 的三氯乙酸溶液进行 2 h 以上固定。用配制好的考马斯亮蓝 G-250 染色液染色 2～3 h（Candiano 等，2004），再换用脱色液进行脱色，直至凝胶背景变为无色，最后用 SanMaker 9700XL 进行图象采集。在分辨率 600 dpi 状态下扫描，用 PDQuest 2D 图像分析软件对凝胶图像进行背景的消减和点的检测等分析处理。在建立差异蛋白质表达谱之后，切取差异斑点，进行脱色和胶内胰酶酶解（Wang 等，2009），然后用 MALDI-TOF-MS 进行肽质量指纹谱（PMF）分析，肽质量指纹图谱用 Mascot 搜索工具（http://www.matrixscience.com）在 NCBI 的蛋白数据库中搜索。

2　结果

运用蛋白质组学分析经细菌信号分子 OHHL 处理的拟南芥，双向电泳结果见图 1，共得到 121 个差异点，质谱鉴定出 47 个点（表 1）。根据 NCBI 蛋白数据库功能显示，可以把该 47 个点按功能分为 5 类（图 2：A）：信息加工与储存，细胞抗氧化与信号处理，新陈代谢，特征识别和功能未知。在这些鉴定出的蛋白点中，功能属于新陈代谢、细胞抗氧化与信号处理的点所占比例比较大，分别占 43% 和 20%。图 2（B）显示的是不同时间点 OHHL 处理所鉴定出的含量变化差异蛋白点的数目，结果发现上调的蛋白点数目增加，下调的蛋白点数目下降，并且在上调的蛋白点中，大部分功能为与新陈代谢，细胞抗氧化与信号处理相关。

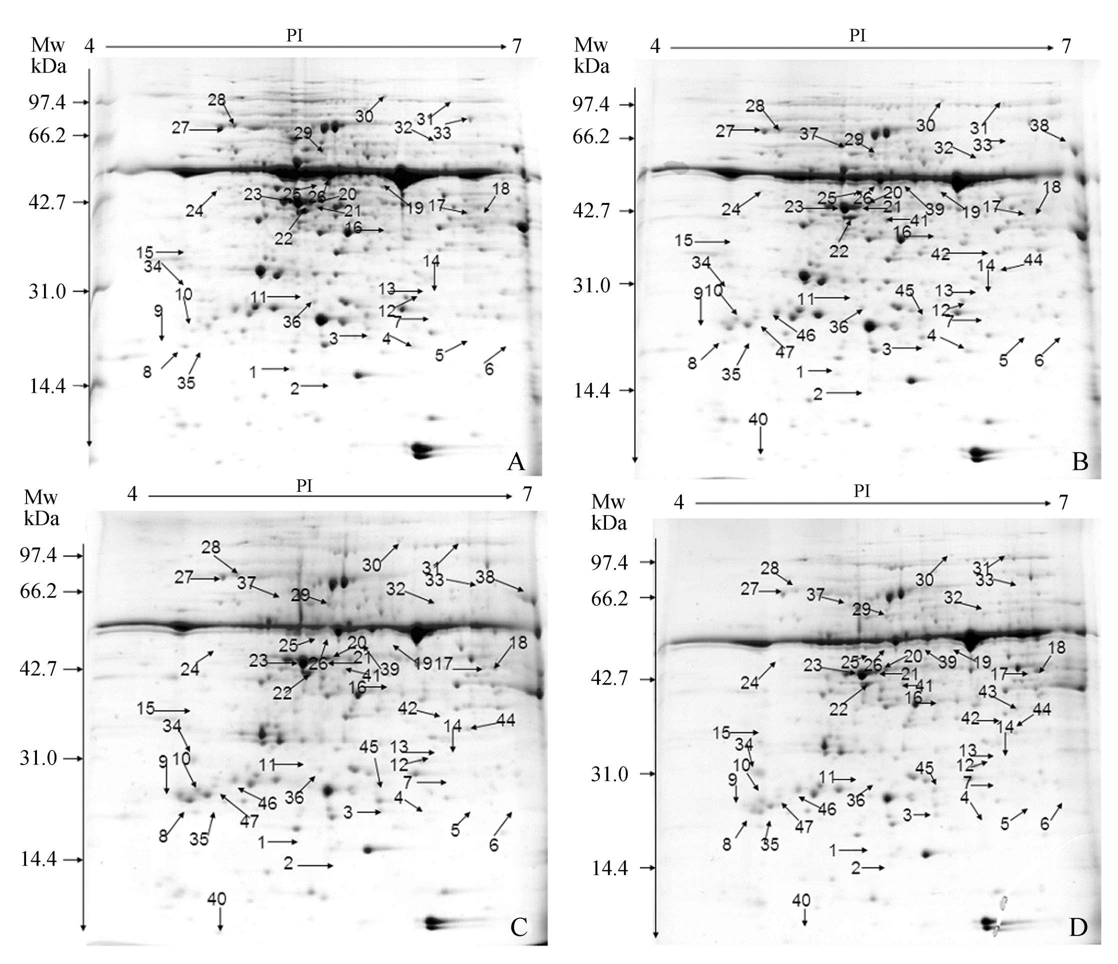


图 1　细菌信号分子 OHHL 处理拟南芥不同时间的双向电泳图谱（A. 对照，未处理；B，C，D. 分别为处理 1 d，3 d，5 d）

Fig. 1　Proteomic profile of *Arabidopsis thaliana* before and after different time of Bacterial Signal OHHL treatment（A, Control；B, C, D：1 d, 3 d, 5 d after treatment）

表1 被鉴定出的细菌信号分子OHHL处理拟南芥中差异表达蛋白的功能

Table 1 Functions of the identified differentially expressed proteins in *Arabidopsis thaliana* after treatment of Bacterial Signal OHHL

蛋白点 Spot	索取号 Accession number	理论 Mw/PI Predicted Mw/PI	匹配蛋白 Protein description	实验 Mw/PI Experiment Mw/PI	匹配得分 Score	匹配物种 Species
Information storage and processing						
4	gi|28493391	52.541/5.06	F0F1 ATP synthase subunit beta	52.67/5.21	70	*T. whipplei*
16	Q1YDX8_9RHIZ	90.706/5.76	Molybdopterin oxidoreductase	89.54/5.67	60	*A. sp*
33	gi|255256248	10.127/5.77	Iron dependent repressor	10.56/5.54	71	*T. thermosaccharolyticum*
37	gi|255319558	12.349/7.67	Operon regulator ArsR	13.25/7.21	68	*A. radioresistens*
18	T51423	42.668/7.12	Formate dehydrogenase	43.68/7.09	120	*A. thaliana*
Cellular antioxidant and signaling						
1	gi|15218877	17.531/5.17	TPX1 thioredoxin-dependent peroxidase 1	18.68/5.08	106	*A. thaliana*
6	gi|21593143	28.940/8.94	Protein-methionine-S-oxide reductase	28.52/8.36	65	*A. thaliana*
7	gi|15218640	23.471/5.80	ATGSTF6 glutathione s-transferase	23.78/5.35	89	*A. thaliana*
27	T09891	76.575/5.07	DnaK-type molecular chaperone	75.96/5.63	129	*A. thaliana*
28	Q9LTX9_ARATH	77.064/5.17	Heat shock protein 70	76.59/4.97	146	*A. thaliana*
29	gi|15231255	63.702/5.60	Chaperonin, putative	77.86/5.60	91	*A. thaliana*
35	gi|3121825	29.049/7.70	Thiol-specific antioxidant protein	30.21/7.78	92	*A. thaliana*
36	gi|160900344	51.099/6.37	PAS sensor signal transduction histidine kinase	52.58/6.73	49	*D. acidovorans*
47	gi|18415155	29.935/5.55	2-Cys Prx B 2-Cysteine peroxiredoxin B	28.65/5.86	87	*A. thaliana*
Metabolism						
3	gi|12275166	48.195/6.12	Ribulose-1,5-bisphosphate oxygenase	48.32/6.43	75	*L. cernua*
14	Q9MT22_CHLFA	48.699/6.77	Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase	48.87/6.82	80	*C. fragrans*
19	Q7XJ82_BRAOC	40.463/6.15	Putative S-adenosylmethionine synthetase	42.16/5.99	81	*B. oleracea*
22	S16583	44.721/5.71	Phosphoribulokinase precursor	44.69/5.21	148	*A. thaliana*
23	S18600	47.780/6.43	Glutamate-ammonia ligase precursor	48.17/6.72	102	*A. thaliana*
24	T47564	45.590/5.25	Fructose-bisphosphatase precursor	46.38/5.31	151	*A. thaliana*
25	Q38M81_SOLTU	57.640/6.73	ADP-glucose pyrophosphorylase	57.90/6.64	94	*S. tuberosum*
26	Q1CYS6_MYXXA	55.994/9.97	Phosphatase, Ppx/GppA family	56.36/9.79	74	*M. xanthus*
30	gi|14532594	65.484/5.95	Putative dihydroxyacid dehydratase	65.74/5.95	86	*A. thaliana*
31	gi|15234036	113.822/6.51	AtGLDP1; pyridoxal phosphate binding	111.54/6.39	109	*A. thaliana*
38	gi|984052	60.222/6.45	Thioglucoside glucohydrolase	63.27/6.78	139	*A. thaliana*
39	gi|15234354	43.627/5.67	SAM-2; copper ion binding	43.54/5.79	76	*A. thaliana*
40	gi|15226973	18.050/5.24	GDCH; glycine dehydrogenase	18.37/5.43	87	*A. thaliana*
41	gi|15219412	42.162/5.49	PGK; phosphoglycerate kinase	42.63/5.38	194	*A. thaliana*
42	gi|14670025	24.270/5.38	Ribulose 1,5-bisphospate carboxylase	24.68/5.32	84	*S. leptantha*
43	gi|167891456	24.520/5.26	Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase	24.53/5.36	104	*S. madagascariensis*
44	gi|17224671	38.745/6.99	Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase	38.56/6.59	89	*B. lutescens*
45	gi|119475751	17.334/4.60	Hypothetical protein GP2143_18066	18.33/4.69	69	*M. proteobacterium*
11	gi|15227069	28.730/5.31	Tropinone reductase	27.38/5.63	59	*A. thaliana*
34	gi|15224785	25.444/4.75	Thiol methyltransferase	26.66/4.74	151	*A. thaliana*
Poorly characterized						
17	S71179	38.948/6.09	Cinnamyl-alcohol dehydrogenase CAD1	38.98/6.39	80	*A. thaliana*
32	gi|110740617	51.555/5.71	Putative mitochondrial processing peptidase	52.62/5.61	82	*A. thaliana*
Unknown proteins						
2	gi|18411110	27.530/6.33	Oxygen-evolving complex-related	26.93/6.37	72	*A. thaliana*
8	gi|16374	25.036/5.12	Chlorophyll a/b binding protein	26.38/5.28	81	*A. thaliana*
9	gi|12582	20.759/4.83	Light harvesting chlorophyll a/b binding protein	20.31/4.65	63	*H. helix*
10	gi|18403546	28.093/5.28	LHB1B2; chlorophyll binding	28.49/5.83	102	*A. thaliana*
12	gi|13926229	14.917/5.69	F1O19.10/F1O19.10	14.57/5.64	81	*A. thaliana*
13	RKMUA1	20.474/7.59	Ribulose-bisphosphate carboxylase	21.35/7.61	84	*A. thaliana*
15	Q41MU2_METBU	10.484/7.86	Hypothetical protein	12.17/7.74	69	*M. burtonii*
20	Q8LB94_ARATH	42.080/5.37	Actin 8	42.86/5.37	106	*A. thaliana*
21	S68107	41.937/5.31	Actin 7	41.69/5.26	149	*A. thaliana*
46	gi|109468152	10.390/5.50	Transcription elongation factor B	10.37/5.23	100	*R. norvegicus*

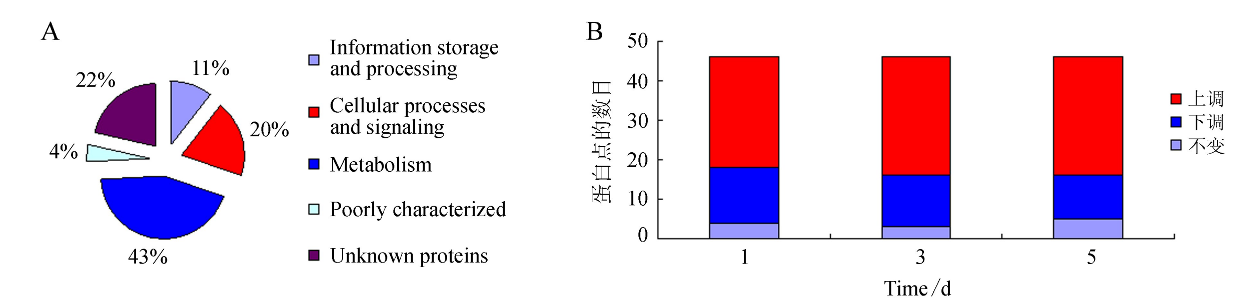


图 2　A. 细菌信号分子 OHHL 处理拟南芥中差异表达蛋白的分类；B. 细菌信号分子 OHHL 处理拟南芥中表达量变化的差异蛋白的数目统计

Fig. 2　A. Functional classification of differentially expressed proteins expressed in *Arabidopsis thaliana* after treatment of Bacterial Signal OHHL; B. Number of identified proteins showing change in expression of *Arabidopsis thaliana* at each treatment intervals of Bacterial Signal OHHL

图 3 显示了随不同的处理时间质谱鉴定的蛋白点表达丰度变化，由图可以看出大部分蛋白的表达量随信号分子的处理时间增加而变化的。多数功能为新陈代谢（如 ADP-glucose pyrophosphorylase，Phosphatase：Ppx/GppA family，PGK：phosphoglycerate kinase，Tropinone reductase，Rib-

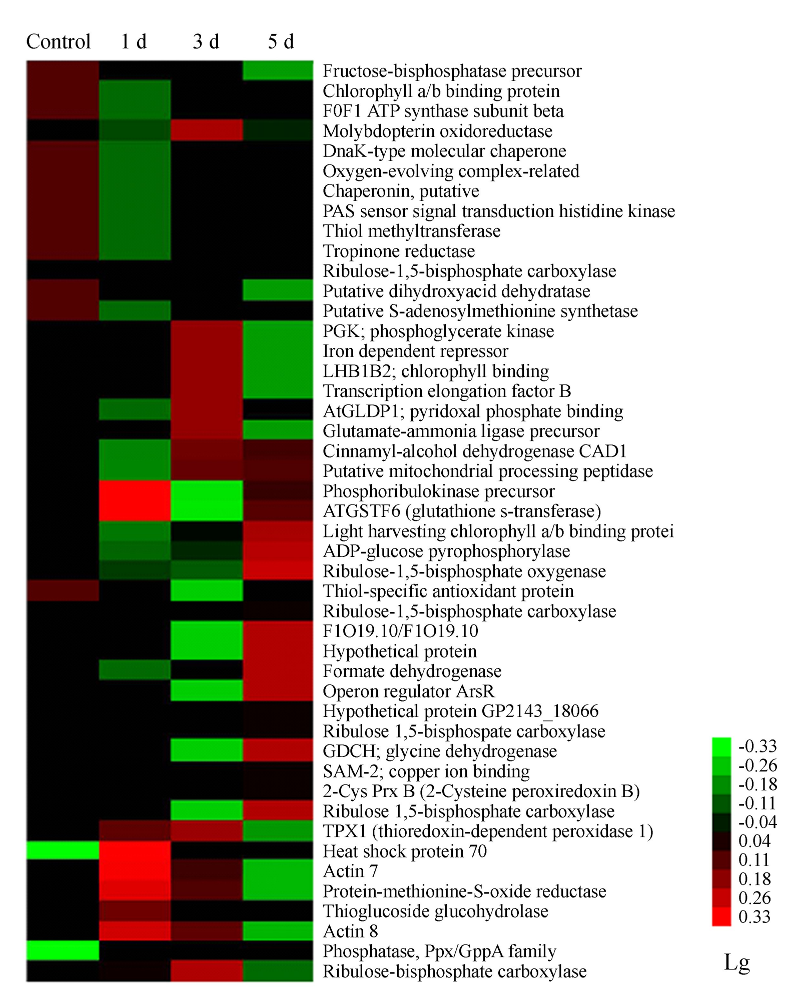


图 3　细菌信号分子 OHHL 处理拟南芥质谱鉴定的蛋白点表达丰度变化，右图为不同对数比值（Lg 处理/对照）对应的彩色条

Fig. 3　Hierarchical clustering of mass spectrometric analysis protein in *Arabidopsis thaliana* after treatment of Bacterial Signal OHHL, the different colors correspond to the log-transformed values of protein change-fold ratio shown in the bar at the right of the figure

ulose-1,5-bisphosphate carboxylase，AtGLDP1：pyridoxal phosphate binding），细胞抗氧化与信号处理（如TPX1：thioredoxin-dependent peroxidase 1，Protein-methionine-S-oxide reductase， DnaK-type molecular chaperone，Heat shock protein 70，F0F1 ATP synthase subunit beta，Molybdopterin oxidoreductase，Iron dependent repressor）的蛋白在处理1，3，5 d后，表达量呈明显上升趋势，只有少数变化不大。结果表明了，用信号分子处理拟南芥可以影响其新陈代谢相关的酶类，以及与细胞信号转导、抗氧化相关的蛋白。

3 讨论

经过实验可以看出细菌信号分子OHHL对拟南芥的生长有着一定的影响，进而可以推广到对其他植物的影响。与植物生长有密切关系的因子可以有很多，如新陈代谢的酶类、细胞信号转导系统、细胞抗氧化抗衰老因子等。在实验中发现，经过细菌信号分子处理，拟南芥的一些因子都明显的被激活，如与新陈代谢相关的酶ADP-glucose pyrophosphorylase（Q38M81_SOLTU，蛋白点25）和Phosphatase（Q1CYS6_MYXXA，蛋白点26）表达量随处理时间的增加而增加，与细胞信号处理相关的Formate dehydrogenase（T51423，蛋白点18）蛋白表达量也在增加，还有一些和信息储存有关的亚基F0F1 ATP synthase subunit beta（gi|28493391，蛋白点4），与细胞抗衰老相关的酶Protein-methionine-S-oxide reductase（gi|21593143，蛋白点6）等，多数与植物生长相关的蛋白表达量都在增加。以上结果可以推测细菌信号分子OHHL通过促进某些与新陈代谢相关的酶类来影响其信号转导及其信息加工过程，并促进植物的生长。Ortiz-Castro等（2008）报道与OHHL类似的醌类信号分子可以明显诱导拟南芥侧根的生长，并诱导与生长素转运相关的基因转录表达，这与我们的蛋白组学结果相一致。Mathesius等（2003）利用细菌QS信号分子处理大豆后进行蛋白组学实验，也发现许多与能量代谢和细胞生长相关的蛋白诱导表达，这与我们在拟南芥上的结果也类似，暗示尽管在不同植物中，植物可能利用类似的机制来感受与响应细菌醌类信号分子的刺激。我们的蛋白组学结果也发现OHHL处理也诱导一系列的氧化还原蛋白的积累，如蛋白点1：TPX1（thioredoxin-dependent peroxidase 1）蛋白，蛋白点7：ATGSTF6（glutathione s-transferase）蛋白，蛋白点35：Thiol-specific antioxidant protein，蛋白点47：2-Cys Prx B（2-Cysteine peroxiredoxin B），这些与抗氧化相关的蛋白都明显被诱导表达，在细菌醌类信号分子处理大豆后的大豆蛋白组学研究中并没有报道，表明这类氧化还原蛋白可能是被特异性诱导的，我们推测这类氧化还原蛋白一方面可能是拟南芥体内第二信使信号分子，如与过氧化氢有关，或者与防止拟南芥体内过氧化损伤有关。另一方面，这些氧化还原蛋白可能和参与OHHL诱导的拟南芥生长有关，因为Bashandy等（2010）报道TPX蛋白对于拟南芥中生长素的运输与功能发挥起至关重要的作用。另外，OHHL处理也诱导了拟南芥类似热休克反应，如热休克蛋白点27：DnaK-type molecular chaperone，蛋白点28：Heat shock protein 70与蛋白点29分子伴侣Chaperonin puative都明显被诱导，这些结果与Mathesius等（2003）报道的结果类似，表明OHHL处理拟南芥过程中，激活了一系列的类似氧化胁迫的应激反应，改变细胞的抗氧化抗衰老能力，延缓细胞凋亡来增加植物的寿命。

经细菌信号分子处理的拟南芥质谱鉴定中也出现一些未知功能的蛋白，某些蛋白表达量还出现明显增加的趋势，如蛋白点2，这些蛋白点一方面因为质谱解析手段与蛋白组可获得的蛋白数据限制，暂时对于这些蛋白点比对不出结果，另一方面是因为这些蛋白的功能的确没有相关报道，这些蛋白是否是植物受信号分子激发而产生的应答因子，它们如何影响植物的生长代谢还不能解释，有待进一步实验。虽然我们通过蛋白组学能够快速分析出拟南芥响应信号分子的部分机制，如通过影响与植物生长相关的因子来促进植物的生长，增强植物的抗氧化抗衰老能力，但是对于细菌信号分子影响植物生长的具体信号通路还存在很多迷惑，如细菌信号分子是通过影响植物的哪些信号途径而导致与生长相关的酶发生变化，这些问题有待更深一步的研究。

我们的结果表明利用蛋白组学方法可以从一定程度上解释细菌对植物生长的影响，利用植物

与细菌之间的共生关系可以对植物进行改善，为我们了解细菌如何与植物进行对话与互作，利用细菌作为新型植物生长调节剂改善植物的生长和发育奠定基础。

〔参　考　文　献〕

Alison A，1999. A post-genomic challenge：learning to read patterns of protein synthesis［J］. *Nature*，**402**：915

An XH（安贤惠），1998. The progress of *Arabidopsis thalianaand* its study［J］. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*（西北农业学报），**7**（1）：92—94

Bashandy T，Guilleminot J，Vernoux T *et al.*，2010. Interplay between the NADP-linked thioredoxin and glutathione systems in *Arabidopsis auxin* signaling［J］. *The Plant Cell*，**22**：376

Bradford MM，1976. A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding［J］. *Analytical Biochemistry*，**72**：248—254

Candiano G，Bruschi M，Musante L *et al.*，2004. Blue silver：a very sensitive colloidal coomassie G-250 staining for proteome analysis［J］. *Electrophoresis*，**25**：1327—1333

Coskun-Ari FF，Bosgelmez-Tinaz G，2008. GrlA and gyrA mutations and antimicrobial susceptibility in clinical isolates of ciprofloxacin- methicillin-resistant *Staphylococcus aureus*［J］. *European Journal of Medical Research*，**3**（8）：366—370

Engebrecht J，Nealson K，Silverman M，1983. Bacterial bioluminescence：isolation and genetic analysis of functions from *Vibrio fischeri*［J］. *Cell*，**32**（3）：773—781

Gao M，Chen H，Eberhard A *et al.*，2007. Effects of AiiA-mediated quorum quenching in *Sinorhizobium meliloti* on quorum-sensing signals，proteome patterns，and symbiotic interactions［J］. *Molecular Plant-Microbe Interactions*，**20**（7）：843—856

Gorg A，Obermaier C，Boguth G *et al.*，2000. The current state of two-dimension electrophoresis with immobilized pH gradients［J］. *Electrophoresis*，**21**（6）：1037—1053

Gu RS（谷瑞升），Liu QL（刘群求），Cben XM（陈雪梅）*et al.*，1999. An economical and effective method for two-dimensional electrophoresis of proteins of woody plant［J］. *Journal of Beijing Forestry University*（北京林业大学学报），**21**（5）：1—7

Li XM（李雪梅），Li Y（李莹），Ma LJ（马莲菊）*et al.*，2009. Progress research in on rice proteomics under stress［J］. *Journal of Shenyang Normal University*（沈阳师范大学学报），**27**（3）：257—263

Li S，Xue L，Xu S *et al.*，2009. Hydrogen peroxide acts as a signal molecule in the adventitious rootformation of mung bean seedlings［J］. *Environmental and Experimental Botany*，**65**：63—71

Liu X，Bimerew M，Ma Y *et al.*，2007. Quorum-sensing signaling is required for production of the antibiotic pyrrolnitrin in a rhizospheric biocontrol strain of *Serratia plymuthica*［J］. *FEMS Microbiology Letter*，**270**（2）：299—305

Liu X，Jia J，Atkinson S *et al.*，2010. Biocontrol potential of an endophytic *Serratia* sp. G3 and its mode of action［J］. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*，**26**：1465—1471

Mathesius U，Mulders S，Gao M *et al.*，2003. Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum-sensing signals［J］. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*，**100**（3）：1444—1449

O' Farrell PH，1975. High resolution two-dimensional electmphoresis of proteins［J］. *The Journal of Biological Chemistry*，**250**（10）：4007—4021

Ortiz-Castro R，Martinez-Trujillo M，Lopez-Bucio J，2008. N-acyl-L-homoserine lactones：a class of bacterial quorum-sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*［J］. *Plant Cell and Environment*，**31**：1497—1509

Reading NC，Sperandio V，2006. Quorum sensing：the many languages of bacteria［J］. *FEMS Microbiology Letter*，**254**（1）：1—11

Wang XQ，Yang PF，Liu Z *et al.*，2009. Exploring the mechanism of physcomitrella patens desiccation tolerance through a proteomic strategy［J］. *Plant Physiology*，**149**：1739—1750